

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Filip Pelant

Lichenometrie jako metoda a její význam
Lichenometry as a method and its relevance

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. David Svoboda, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 5. 2017

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval svému školiteli Davidu Svobodovi, a to především za trpělivost a neuvěřitelnou flexibilitu, jež projevoval zejména s blížícím se termínem odevzdání této práce.

Můj dík patří také rodičům za to, že mi umožnili studovat a poskytovali potřebné zázemí.

Abstrakt

Lichenometrie je stále se vyvíjející metoda (resp. soubor metod) určování relativního i absolutního stáří zejména geologických útvarů na základě analýzy porostu korovitých lišejníků. Pracuje s předpokladem, že čím je stélka lišejníku větší, tím je lišejník starší. Vztah mezi velikostí a stářím (označovaný jako růstová křivka lišejníku) ovšem není kvůli různým vlastnostem prostředí ani zdaleka lineární, proto se lichenometrie snaží odjakživa zjistit, jak jej co nejpřesněji a v ideálním případě i nejobecněji vyjádřit. K tomu využívá metod přímých a nepřímých – buď měřením rychlosti růstu týchž jedinců, již jsou zároveň použiti pro určení stáří útvaru, nebo srovnáním s jedinci, jejichž stáří jsme schopni odvodit jiným způsobem (např. radiokarbonovou metodou). Již od svého vzniku působí lichenometrie mezi vědeckou obcí jistou kontroverzi, zejména v novém tisíciletí se pak objevuje kritika poukazující přímo na základní aspekty metody, a tudíž i relevantnost veškerých lichenometrických studií a jejich výsledků. Cílem této práce je představit lichenometrii a její formy s historickým vývojem, který často reflektoval právě připomínky kritiků, a zároveň nastínit současné trendy v metodice, které by mohly vést ke zpřesnění lichenometrie, „očistění“ jejího jména v očích vědecké veřejnosti, a tudíž i k dalšímu využívání této pozoruhodné metody.

Klíčová slova: lichenometrie, datování, *Rhizocarpon geographicum*, lišejníky, geomorfologie

Abstract

Lichenometry is a constantly developing method (or set of methods) of relative and absolute dating of geological and anthropogenic formations, based on analysis of crustose lichens. It operates with an assumption that the larger the thallus is, the older the lichen is. But the relation between size and age (known as „growth rate“) is far from being linear, and lichenometry has long attempted to find a way of describing this relation properly and universally. For this purpose, lichenometry uses direct and indirect methods – by repeated measurements of the same lichen individuals over time, or by comparison to individuals growing on substrates of known age (e.g. by using radiocarbon method). There is an ongoing controversy about aging and age calibration since the inception of the lichenometry field, but especially in this century. Strong criticism has been expressed about lichenometry, questioning the very principles of the method and consequently undermining all the results of lichenometry so far. The goal of the present bachelor thesis is to present the method with its approaches and to address the criticism. At the same time I aim to highlight recent trends in the field that seek to improve the methods toward more reliable lichenometric dating, and to encourage the use of the methods as so improved.

.Key words: lichenometry, dating, *Rhizocarpon geographicum*, lichens, geomorphology

OBSAH

1	Úvod.....	- 1 -
2	Základní biologie lišejníků	- 3 -
2.1	Morfologie	- 3 -
2.2	Délka života	- 4 -
2.3	Velikost a růst.....	- 5 -
2.4	Výživa a vodní režim.....	- 6 -
2.5	Rozmnožování.....	- 6 -
3	Lichenometrie	- 7 -
3.1	Předpoklady lichenometrie	- 7 -
3.2	Metodika klasické lichenometrie	- 7 -
3.3	V terénu	- 8 -
3.3.1	Výběr místa	- 8 -
3.3.2	Výběr lišejníků	- 10 -
3.3.3	Měření	- 11 -
3.3.4	Technologie	- 13 -
3.4	Zpracování dat	- 13 -
3.4.1	Přímá tvorba růstové křivky	- 14 -
3.4.2	Tvar růstové křivky	- 15 -
3.4.3	Nepřímá tvorba růstové křivky	- 16 -
3.5	Využití metody	- 16 -
3.5.1	Modelling late-holocene snow-avalanche activity	- 18 -
3.5.2	Lichenometric dating of slope movements	- 19 -
3.5.3	Tephrochronology, lichenometry and radiocarbon dating	- 20 -
3.5.4	Lichenometrical studies and dating of debris flow deposits	- 21 -
4	Diskuse.....	- 22 -
5	Závěr	- 26 -
6	Seznam použité literatury.....	- 27 -

1 Úvod

Vědci mnoha oborů se odjakživa potýkali s problémem, jak spolehlivě nahlédnout do minulosti, která po sobě často zanechává jen mizivé fragmenty, a zjistit, jak jsou tyto fragmenty staré. Ať už se jednalo o kostry prehistorických tvorů, pozůstatky lidské činnosti či proměnu krajiny v čase vlivem přírodních podmínek, existovala poptávka po metodě, která by datování těchto skutečností umožnila (Walker, 1986).

V průběhu devatenáctého a dvacátého století se velmi úspěšně rozvinula dendrochronologie, která využívá každoroční unikátnosti letokruhů k sestavení souvislé letokruhově řady typické pro daný druh stromu v dané zeměpisné poloze. Umožňuje tak datovat dřevěné nálezy v některých případech s přesností až na jeden rok (Hughes, 2002).

Dendrochronologii doplnila ve čtyřicátých letech dvacátého století radiokarbonová metoda, která na základě rozpadu radioaktivního izotopu uhlíku ^{14}C výrazně usnadnila určení stáří veškerého organického materiálu. Tyto metody jsou dále rozvíjeny a doplňovány mnohými dalšími (např. palynologie, tephrochronologie aj.) (Lang et al., 1999).

Ani jedna z těchto metod však není použitelná bez omezení. Dendrochronologie je z podstaty omezena pouze na zkoumání dřeva, čímž sice netrpí radiokarbonová metoda, ovšem ta pro změnu není kvůli spalování fosilních paliv příliš spolehlivá při určování stáří v historickém horizontu posledních dvou set let (Mangerud, 1972)

Z toho vyplývá, že na Zemi existuje celá řada časoprostorových situací, jež není možné výše zmíněnými metodami objasnit. Jedná se zejména o území, kde již kvůli klimatickým podmínkám nenajdeme stromy, to jest hory a území s vysokou zeměpisnou šířkou, a jejich více či méně nedávnou minulost.

A právě v těchto podmínkách, při zkoumání norského ledovce *Jostedalbreen* ve třicátých letech dvacátého století, představil Knut Faegri myšlenku využít k datování jiných organismů, než jsou stromy (Bradwell, 2009). Tuto myšlenku poté soustavněji rozpracoval Roland Beschel v letech padesátých a šedesátých (Beschel, 1961, 1973 - překlad článku z roku 1950). Na těchto základech stavěla a staví celá řada jejich následovatelů, jejichž některé práce také zmíním v tomto textu. Zvýšenému zájmu (Noller & Locke, 2000) se lichenometrie v posledních (desítkách) let těší i díky otázce změny klimatu, neboť typickým objektem lichenometrického zkoumání jsou morény ledovců (Armstrong, 2004). Jejich datováním jsme

schopni zjistit, jak se ledovcový pokryv vyvíjel, což je z hlediska výzkumu vývoje klimatu cenná informace (Harrison et al., 2007; Luckman & Osborn, 1979; Rodbell, 1992).

Když ještě doplním, že mezi největší výhody lichenometrie patří také jednoduchost a minimální finanční náklady spojené s jejím provozováním, dalo by se očekávat, že bude vědci i veřejností přijímána velmi kladně.

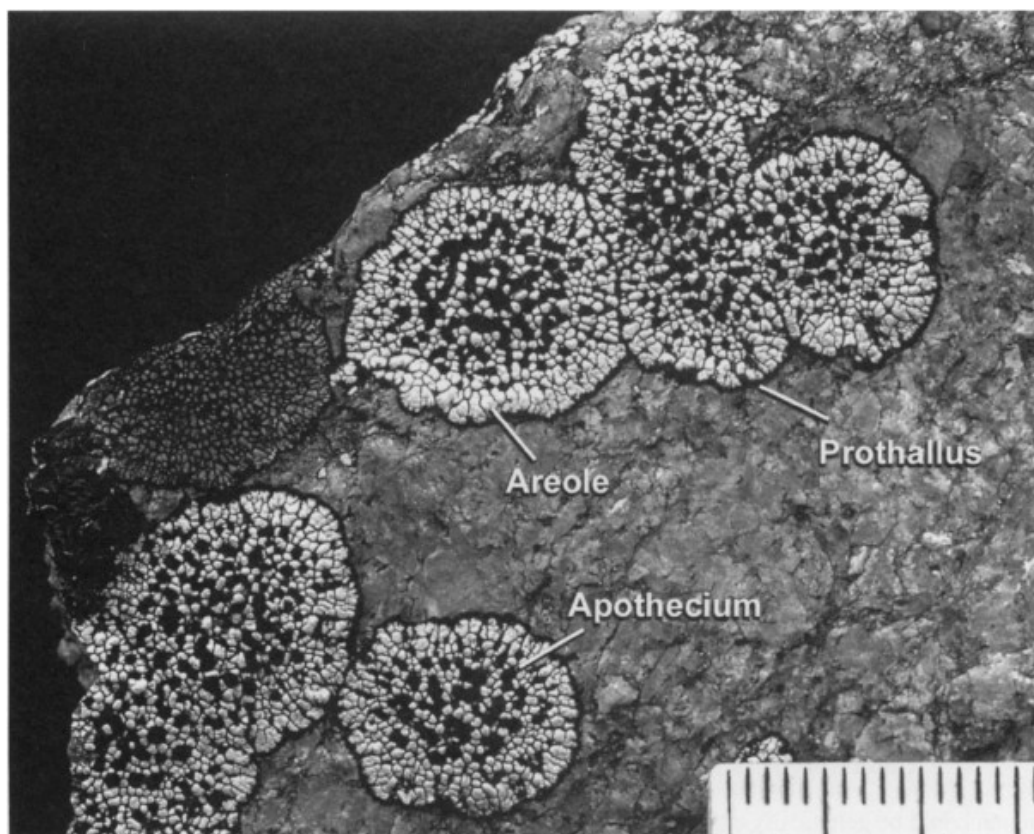
Tak to ovšem úplně není. Lichenometrie sice opravdu poskytuje cenné informace např. o pohybu ledovců, ovšem tyto informace zároveň čelí kritice, že nejsou dostatečně vědecky podložené (Jochimsen, 1973). Metoda jako celek se totiž již od svého vzniku potýká s častou kritikou. Ta přichází nejen od vědců, kteří metodu z různých důvodů nepřijali, ale vzájemně si své metodiky zpochybňují i vědci, kteří se lichenometrií zabývají (Innes, 1985b), a objevila se i kritika ze strany vědců, kteří s lichenometrií nějakou dobu pracovali, ovšem zpětně ji víceméně odmítají (cf. Osborn et al., 2015).

Jestli si lichenometrie někdy získá široké uznání je v tento moment nejisté, ovšem rozhodně je na místě jí věnovat alespoň dílčí pozornost, neboť v některých aspektech může být i v případě svého neúspěchu prospěšná. Jedním z nich může být kupříkladu fakt, že lichenometrické výzkumy již nyní velkou měrou přispívají k hlubšímu pochopení života lišejníků.

Cílem této práce je na základě odborné literatury shrnout vývoj lichenometrického datování a představit jeho principy. Dále pak ukázat jeho slabiny a způsoby, jak se s nimi uživatelé lichenometrie vypořádávají a jakým směrem by se metoda mohla dále vyvíjet.

2 Základní biologie lišejníků

Lišejníky jsou symbiotické organismy, které sestávají ze dvou částí – fotobionta a mykobionta. Fotobiontem mohou být řasy či sinice, přičemž řasy je možné najít častěji; mykobiontem jsou v drtivé většině houby z oddělení Ascomycota, řídce pak i ty z oddělení Basidiomycota či Deuteromycota. Podle většiny autorů panuje mezi mykobiontem a fotobiontem vztah mutualistický, jiní upozorňují na fakt, že fotobiont má ze vztahu výrazně menší zisk, neboť samostatně je schopen rychlejšího růstu, zatímco mykobiont je zpravidla na symbióze závislý, tudíž vztah považují za parazitismus (Gargas et al., 1995; Hawksworth, 1988). Tato skutečnost ovlivňuje život lišejníků a tím i lichenometrii. Nebudu se proto zabývat všemi aspekty života lišejníků, nýbrž se zaměříme na ty, které jsou pro lichenometrii nějak důležité.



Obrázek 1 – morfologie lišejníku *Rhizocarpon geographicum* (mapovník zeměpisný), (převzato z Benedict, 2009)

2.1 Morfologie

Lišejníky je možné hrubě rozdělit do tří skupin dle morfologie stélky – lišejníky korovité, lupenité a keříčkovité. Z hlediska lichenometrie je podstatná jediná skupina, jíž jsou lišejníky korovité. Ty totiž žijí zcela přisedlé na substrátu a jsou tak nejodolnějšími - na rozdíl od

lišejníků lupenitých a keříčkovitých jim tolik nehrozí zničení vlivem přírodních podmínek biotických (okus) ani abiotických – větru či eroze (Esseen & Renhorn, 1998; Noller & Locke, 2000; van der Wal et al., 2001).

Korovitá stélka se na průřezu zpravidla dá rozdělit na vrstvy s převahou fotobionta či mykobionta. Důležitá je zejména svrchní korovitá vrstva tvořená houbovými hyfami, která je zodpovědná za vysokou odolnost lišejníků proti erozním činitelům (Nash, 1996).

Některé korovité lišejníky tvoří v ideálních podmínkách zhruba kruhovou stélku, která při pohledu svrchu není uniformní (Obrázek 1). Na okraji můžeme rozlišit u některých rodů prothallus tvořený čistě mykobiontem (např. u rodu *Rhizocarpon*). Stélka je rozdělená rýhami na jednotlivé areoly, viditelné zejména v suchém stavu lišejníku. Na stélce, zpravidla ve střední části, jsou u plodných druhů umístěny plodnice, nejčastěji peritécia či apotécia. Po obvodu se také u některých druhů (např. *Ochrolechia*) mohou tvořit růstové kruhy, jakési lišejníkové letokruhy (Armstrong & Bradwell, 2015). Sestávají ze široké a světlé letní části, která je ukončena úzkým pruhem tmavého zimního přírůstku. Kruhy se za příznivých klimatických podmínek vytvářejí každý rok a na kraji stélky jich může být vidět tři až sedm (Hooker, 1980).

2.2 Délka života

Ačkoliv maximální délka života lišejníků není známa (Beschel, 1973), dá se ve zkratce říci, že lišejníky mohou za jistých okolností žít velmi dlouho, a to i mnoho tisíc let. Denton a Karlén uvádějí, že v Laponsku našli jedince *Rhizocarpon alpicola*, který je podle jejich měření starý zhruba 9 000 let (Denton & Karlén, 1973), Miller a Andrews pro změnu na severu Kanady zástupce *Rhizocarpon geographicum*, který byl jimi datován na $9\,000 \pm 1500$ let (Miller & Andrews, 1972). Tato čísla zároveň nemusejí být konečná, neboť se jednalo o živé jedince a zároveň nevíme, jestli je život lišejníku nějak omezen – podle Nollera a Locke lišejníky umírají mimo jiné v důsledku vysokého věku, což je nejasný proces (Noller & Locke, 2000). Přesto jsou takto staré lišejníky poměrně vzácné, neboť kupříkladu *Rhizocarpon geographicum* a *Pseudephebe pubescens*, tedy dva často využívané druhy v lichenometrii, dosahují mortality 2-3 % za rok, což znamená, že do třetího století života se dostane méně než 1 % (respektive < 2 %) z lišejníků, které dorostou do makroskopické velikosti (Loso & Doak, 2006).

3 Velikost a růst

Rychlost růstu lišejníků je závislá na mnoha podmínkách, stejně jako u většiny živých organismů. Jedná se zejména o podmínky prostředí (Benedict, 1991; Gauslaa et al., 2007; Innes, 1985b; Palmqvist & Sundberg, 2000; Sancho et al., 2007), tj. teplotu, množství světla, zdroje živin, zdroje vody, sněhovou pokrývku, proudění vzduchu, ale také o kompetici s dalšími jedinci (Pentecost, 1980) a stáří samotného jedince (Bradwell & Armstrong, 2007).

Zaměříme-li se na při lichenometrii nejčastěji využívané lišejníky rodu *Rhizocarpon*, najdeme v odborné literatuře údaje o radiálním růstu (tj. o zvětšení průměru) zhruba od 0,016 mm/rok (Rodbell, 1992) po 2,0 mm/rok (Innes, 1985b). V tomto rozmezí lze také nalézt výsledky měření rychlosti růstu u desítek až stovek měření dalších autorů, a to v závislosti na výše zmíněných podmínkách či konkrétním druhu rodu *Rhizocarpon* (cf. Innes, 1985b).

Vzhledem k tomu, že se (jak uvedeno výše) rychlost růstu lišejníku může měnit v závislosti na jeho stáří, je součástí lichenometrického měření i tvorba růstové křivky (tj. průběhu závislosti rychlosti růstu či ročního přírůstku na stáří či průměru lišejníku) (Armstrong, 1983; Matthews & Trenbith, 2011; Noller & Locke, 2000). Zdá se, že každý druh lišejníku má charakteristický tvar růstové křivky (Armstrong, 1983). U druhu *Rhizocarpon geographicum* se zdá, že růst sestává ze tří fází – podle Bradwella a Armstronga (2007) lišejník roste nejrychleji při velikosti 10-40 mm, větší a menší jedinci rostou pomaleji. Loso a Doak (2006), kteří do svých modelů zařadili mortalitu lišejníků, došli k téže křivce, a to navzdory dříve rozšířené představě o období rychlého růstu u nejmenších jedinců (Beschel, 1973; Bull & Brandon, 1998).

Jakkoli není jasné, jakého věku a velikosti mohou lišejníky dorůst, jsou zaznamenány nálezy mimořádně velkých jedinců druhu *Rhizocarpon geographicum*. Jeden z největších lišejníků popsali Matthews a Trenbith (2011) – měl v průměru přes 46 cm. Lišejník o velikosti 48 cm zase našli Miller a Andrews (1972). Otázkám spojeným s rychlostí růstu i stářím se budu pro jejich komplexnost věnovat ještě dále.

3.1 Výživa a vodní režim

Nároky většiny lišejníků na zdroje jsou obecně velmi malé. Jedná se o organismy poikilohydrické, tj. uzpůsobené na výrazné změny obsahu vody ve stélce. Tu přijímají z deště, rosy či mlhy, a zejména druhy, které rostou i na takřka aridních místech zeměkoule, vody nepotřebují mnoho (Nash, 1996). Při jejím nedostatku vyschnou a jejich aktivita je utlumena, po navlhčení opět „ožijí“. Tomu napomáhají jak mechanismy na úrovni molekulární, tak na úrovni celého organismu, jako například vlastnost svrchní kůry, která se po zvlhčení stane více transparentní, čímž usnadní fotosyntézu v pod ní umístěné vrstvě fotobionta. Některé druhy (např. *Cryptothecia rubrocincta*) také využívají prothallus pro zachytávání vody, kterou poté kanálky vedou pod stélkou a tím regulují její příjem (Lakatos et al., 2006).

Také nároky na živiny jsou u lišejníků poměrně skromné. To je dáno jejich symbiotickým charakterem – mykobiont využívá fotobionta k získávání glukózy a cukerných alkoholů ze vzdušného oxidu uhličitého (Drew & Smith, 1967; Hill, 1972). Houbové hyfy mykobionta jsou zase schopné přijímat minerální látky a ionty ze substrátu, zachycených částic a vody (Nieboer et al., 1978). To lišejníkům umožňuje růst i na tak nehostinném substrátu, jakým jsou skály a kameny.

3.2 Rozmnožování

Ačkoliv se i lišejníky rozmnožují generativně (resp. jejich mykobiont), pro lichenometrii je často důležité rozmnožování vegetativní, které umožňuje přenos mykobionta i fotobionta zároveň (Lewis Smith, 1995; McCarthy, 1999). Nejdůležitějším způsobem u korovitých lišejníků je tvorba izídií a sorédií. Jedná se o speciální útvary složené z buněk fotobionta obklopených hyfami mykobionta, které lišejník produkuje na svém povrchu a které se mohou díky malé velikosti snadno šířit vzduchem či vodou, což je pro kolonizaci nového území (kde se např. nedá očekávat velká diverzita potenciálních fotobiontů pro lišejníkové spory) praktické.

Izídie o velikosti až 0,03-1 mm a sorédie o velikosti 0,02-0,05 mm mohou mít i jiné funkce pro lišejník (izídie například mohou zůstat přirostlé k lišejníku a zvětšovat prostor pro fotosyntézu), ovšem z hlediska rozmnožování je zásadní jejich schopnost oddělit se od stélky (třeba při dopadu kapky) a dát vznik novému jedinci (Nash, 1996).

4 Lichenometrie

4.1 Předpoklady lichenometrie

Jak shrnují Noller a Locke (2000) ve svém komentáři k lichenometrii, tato metoda má smysl pro kamenné povrchy, které jsou stabilizovány, tj. nejsou erodovány, transportovány, zasypávány či ponořovány. Pro většinu z lichenometrických technik pak definovali následující předpoklady:

- Na nově stabilizovaném povrchu nejsou žádní přeživší jedinci, kolonizace začíná de novo.
- Tento povrch od počátku kolonizace znatelně nezměnil polohu.
- Každá stélka lišejníku je individuem, které po kolonizaci nemění místo.
- Průměr stélky je součtem ročních přírůstků.
- Rychlost růstu je možno vyjádřit spojitou křivkou, a to meziročním výkyvům navzdory.
- Doba mezi stabilizací substrátu a jeho kolonizací (dále o této době budu referovat pomocí anglického termínu lag-time) je zanedbatelná. (Noller & Locke, 2000)

Na těchto předpokladech se většina autorů shodne (Calkin & Ellis, 1980; Webber & Andrews, 1973), v literatuře je ovšem možné najít množství dalších a konkrétnějších předpokladů týkajících se konkrétních metodických přístupů. Tím je například tvrzení, že „čím déle byl substrát vystaven, tím větší bude průměrné stáří největších lišejníků rostoucích na něm“ (Gordon & Sharp, 1983) či „pouze stélka s největším průměrem je indikátorem stáří povrchu“ (Beschel, 1973). Někteří vědci pracující s metodou frekvence velikostí lišejníku či procentuálního pokryvu zase „předpokládají“ neexistenci kompetice, ačkoliv jsou si jí dobře vědomi (Innes, 1986a).

4.2 Metodika klasické lichenometrie

Ačkoli je lichenometrii možno provádět s celou řadou druhů lišejníků, včetně keříčkovitého rodu *Usnea* (cf. Lindsay, 1973), nejčastěji se v publikacích setkáváme s lišejníky rodu *Rhizocarpon* (mapovník) (Noller & Locke, 2000) (Obrázek 6 na str. 24). Tomuto rodu je také věnována drtivá většina prací o růstové rychlosti (cf. Bradwell & Armstrong, 2007; Karlén, 1973; Winchester & Chaujar, 2002).

To je pravděpodobně zapříčiněno tím, že *Rhizocarpon* je kosmopolitní a zároveň naplňuje podmínky vhodného druhu lišejníku, které v souladu se zakladatelem metody definovali Smirnova a Nikonov (1990):

- Jedná se o korovitý druh.
- Jeho stélka je v ideálních podmínkách kruhová.
- Je možné jej bezpečně rozeznat.
- Žije dostatečně dlouho.
- Jedná se o běžný druh (alespoň v dané lokalitě).

Z toho důvodu se v této práci pro zjednodušení a zpřehlednění zaměřuji přednostně na tento rod (Obrázek 2). Není ovšem bez zajímavosti, že Locke se spolupracovníky popisuje přes tři desítky dalších lichenometricky použitelných druhů (Locke et al., 1979), s mnohými z nich se setkáme v publikacích dalších autorů. Jsou to například *Xanthoria elegans*, *Aspicilia tianshanica*, *Pseudephebe pubescens*, *Ochrolechia parella*, *Placopsis perrugosa*, *Lecanora novomexicana* a mnohé další (Armstrong & Bradwell, 2015; Benedict, 2009; Loso & Doak, 2006; Rosenwinkel et al., 2015; Winchester & Harrison, 2000).

4.3 V terénu

4.3.1 Výběr místa

Prvním krokem při práci v terénu je pochopitelně volba sběrné plochy. Proměnné jsou tu v zásadě dvě – velikost plochy a počet ploch. Zvolená velikost plochy je u různých autorů velmi rozmanitá, což je možno nejlépe demonstrovat na přístupu k terénům tvořeným balvany, např. morénám a spadům po zemětřesení – zakladatel metody se výběrem zprvu nezabýval a píše o průzkumu celé morény (Beschel, 1973 - překlad článku z roku 1950), posléze doplňuje, že „studovaná plocha by měla být minimálně 100 metrů čtverečních velká“ (Beschel, 1961); Karlén při svém výzkumu ve Švédsku došel k názoru, že pro relevantní výsledky je nutné pracovat alespoň s plochou 500 m² morény (Karlén, 1973), jiní měří volně na celé ploše morény (Calkin & Ellis, 1980). Zjištění odpovídají poznatku, že s rostoucí

Table 1. A cross-section of lichenometric dating studies conducted in northern Europe since 1980.

Author(s)	Date ¹ (AD)	Location	Lichen species ²	Technique ³	Lichen dimension	No. of lichens recorded ⁴	Survey area ⁵ (m ²)	Calibration surface ⁶	Uncertainty expressed
Rapp and Nyberg Innes	1981 1983a	Abisko Mtns, Sweden Scottish Highlands	<i>R. geographicum</i> agg. <i>R. section Rhizocarpon</i>	LL LL	long axis long axis	1 1	variable entire	ex. curve gravestones	no no
Gordon and Sharp	1983	Breiðamerkjökull and Skálafellsjökull, Iceland	<i>R. geographicum</i> agg. <i>R. geographicum</i> agg.	5LL 5LL	short axis long axis	5 5	1500 150	moraines moraines	yes yes
Anda <i>et al.</i>	1985	Jan Mayen	<i>R. geographicum</i>	LL	long axis	1	entire	moraines	no
Thompson and Jones	1986	Öræfi, SE Iceland	<i>R. geographicum</i> agg.	5LL	short axis	5	entire	moraines	yes
Broadbent and Bergqvist	1986	Bothnia coast, Sweden	<i>Rhizocarpon</i> subgenus	LL, SF	long axis	203	entire	raised beaches	yes
Andre	1986	NW Spitsbergen	<i>R. subgen. Rhizocarpon</i>	LL	long axis	1	variable	n/a	n/a
Winchester	1988	Cumbria, England	<i>R. geographicum</i> subsp.	LL	long axis	1	entire	gravestones	no
Ballantyne	1990	Lyngshalvoya, Norway	<i>Rhizocarpon</i> subgenus	5LL, SF	long axis	100-400	variable	gravestones	no
Kugelmann	1991	Skjoldadalur, Iceland	<i>R. geographicum</i> agg.	LL	long axis	1	entire	gravestones	yes
Cook-Talbot	1991	Jotunheimen, Norway	<i>R. geographicum</i> agg.	5LL, SF	long axis	300	variable	ex. curve	no
Jonasson <i>et al.</i>	1991	High Tatra Mtns, Poland	<i>R. geographicum</i>						n/a ⁷
Caseldine	1991	Tröllaskagi, Iceland	<i>R. geographicum</i> s.l.	SF	long axis	1000	variable	debris flows	n/a ⁷
Macklin <i>et al.</i>	1992	North Pennines, England	<i>R. geographicum</i> and <i>Hailia tuberculosa</i>	3LL	long axis	3	variable	gravestones, bridges	no
Bickerton and Matthews	1992	Jostedalssbreen, Norway	<i>Rhizocarpon</i> subgenus	LL, 5LL	long axis	5	c. 430	ex. curve	yes
McCarroll	1993	Jostedal, W Norway	<i>R. geographicum</i> agg.	FALL	long axis	100	<2	ex. curve	yes
Evans <i>et al.</i>	1994	Sandane, W Norway	<i>R. section Rhizocarpon</i>	5LL	long axis	5	20	ex. curve	no
Gudmundsson	1998	Eiríksjökull, Iceland	<i>R. geographicum</i>	5LL	short axis	5	entire	ex. curve	no
Evans <i>et al.</i>	1999	Vatnajökull, Iceland	<i>R. geographicum</i> s.l.	5LL	long axis	5	entire	m, sh, br, g	no
McCarroll <i>et al.</i>	2001	Hurrungane, W Norway	genus <i>Rhizocarpon</i>	FALL	long axis	100	<2	ex. curve	yes
Kirkbride and Dugmore	2001	Eyjafjallajökull, Iceland	<i>R. geographicum</i>	LL, 5LL, SF	long axis	>250	50-100	m, fd	no
Winchester and Chaujar	2002	North Wales	<i>R. geographicum</i> subsp.	SF	long axis	100-500	variable	gravestones	no
Winkler <i>et al.</i>	2003	Breheimen, Norway	<i>Rhizocarpon</i> subgenus	LL, 5LL	long axis	5	variable	ex. curve	no
Bradwell	2004	SE Iceland	<i>R. section Rhizocarpon</i>	LL, SF	long axis	>250	30-100	m, rf, lf, fd	no
Matthews	2005	Jotunheimen, Norway	<i>Rhizocarpon</i> subgenus	LL, 5LL	long axis	5	200	moraines	no
Bakke <i>et al.</i>	2005	Lyngen, Norway	<i>R. geographicum</i>	5LL	long axis	5	30	ex. curve	no
Bradwell <i>et al.</i>	2006	Lambatungnajökull, Iceland	<i>R. section Rhizocarpon</i>	LL, SF	long axis	>250	30-100	m, rf, lf, fd	yes
Principato	2008	Vestfirðir, Iceland	<i>R. geographicum</i>	5LL	mean diameter	5	entire	ex. curve	no

Obrázek 2 - lichenometrické studie, které probíhaly v severní Evropě mezi roky 1990 a 2008 (převzato z Bradwell, 2009)

plochou roste i pravděpodobnost nalezení většího lišejníku, což platí i pro plochu dělenou do různě velkých čtverců, případně kamenů (Innes, 1985b; McCarroll, 1994).

Někteří z morény vybírají kameny podle určitého klíče, např. ty s „největším počtem zdravých, přibližně kulatých lišejníkových stélek“ (Winchester & Harrison, 2000), pouze kameny větší než 1 m, aby bylo omezeno riziko přesunu kamene po kolonizaci (Dahms, 2002), objemnější než 0,5 m³ (Winchester & Chaujar, 2002), či větší než 30 cm (McCarroll, 1994), další bez (publikovaného) klíče k výběru (Rosenwinkel et al., 2015). Jiným používaným způsobem je (opakované) měření na plochách definované velikosti – Larocque a Smith analyzovali plochy o cca 100 metrech čtverečních (Larocque & Smith, 2004), Matthews pracoval na ploše 400 metrů čtverečních, kterou si páskou rozdělil na 25 obdélníků o velikosti 2x8 metrů (Matthews, 1974). Gordon volil při jednom průzkumu na dvou morénách dva různé přístupy – u jedné pracoval se šesti obdélníky 25x10 m rozdělenými na metrové čtverce, u druhé se třemi obdélníky o ploše 50 m² rozdělenými na menší obdélníky 5x2 m (Gordon & Sharp, 1983).

Stejně jako nejsou jednotné velikosti zkoumaných území, nepadá ani shoda na tom, kterou část si při datování morény si vybrat. To dokládá Osborn (Osborn et al., 2015) na srovnání vědeckých přístupů deseti týmů, jejichž odlišná strategie byla vysvětlena rozdílným názorem na fungování morény, přičemž zatímco jedni upřednostňují měření kdekoli na proximální části morény (Matthews, 1974), jiní se vyhýbají její patě (Erikstad & Sollid, 1986). Erikstad při svém měření v Norsku dospěl ke zjištění, že proximální část morény má univerzálnější využití, ovšem použití distální části nevylučuje (Erikstad & Sollid, 1986). Další měření v Norsku potvrdilo tzv. „hypotézu zelené zóny“ (green zone hypothesis) pro *Rhizocarpon geographicum*, když Haines-Young prokázal, že na bázi proximální části morény roste tento lišejník nejrychleji (Haines-Young, 1983).

4.3.2 Výběr lišejníků

Víme-li již, kde hledat, je nutné se též rozhodnout, co hledat. Ani zde nejsou lichenologové zajedno – lichenometrie ve svých počátcích pracovala s principem jediného největšího lišejníku (v odborné literatuře označení LL – largest-lichen). Princip vycházel z předpokladu, že největší lišejník v oblasti musí být prvním kolonizátorem, tudíž pomocí něj nejbližší určíme stáří útvaru. S největšími lišejníky pracoval Beschel (Beschel, 1961, 1973) a stejně k měření přistupovali i další, a to zejména z důvodu, že podle nich je průměrování vícero lišejníků

nesmyslné, neboť jenom jeden lišejník musel být první, a to logicky ten největší (Webber & Andrews, 1973). V opozici k tomuto přístupu byli vědci, kteří považovali metodu největšího lišejníku za nevyzpytatelnou kvůli různým možným anomáliím (např. kontaminace starším jedincem, abnormální růst, srůst více jedinců apod.) a přicházeli s vlastními – Matthews používal největší lišejník z každého ze svých 16 metrových obdélníků (označení FALL – fixed-area-largest-lichen) (Matthews, 1974) a prokázal nefunkčnost použití průměru deseti největších, neboť dochází k výraznému podhodnocení věku substrátu (Matthews, 1975), Innes na jeho základu a po vzoru jiných došel k myšlence, že ideální počet je 5 největších lišejníků z každého prozkoumávaného úseku (tzv. 5LL) (Innes, 1984, 1985b). Jiní autoři používají kupříkladu dva největší (Dahms, 2002). Zajímavé jsou i studie, kde došlo ke srovnání použití jak jednoho největšího, tak průměru pěti největších lišejníků (Caseldine, 1985) (Innes, 1984). Speciální kategorií, o níž se zmíním níže, je měření size-frequency (frekvence velikostí lišejníku, v literatuře SF), na níž je třeba stovek až tisíců stélek (Smirnova & Nikonov, 1990).

Různé výzkumné týmy přicházely s různými výjimkami a z měření vypouštěly různé lišejníky. Častým důvodem byl nepravidelný, prodloužený tvar (Birkeland, 1973) (Dahms, 2002) (Erikstad & Sollid, 1986) (Gordon & Sharp, 1983). Podle jiných je ale určitá míra nepravidelnosti normální a vyloučení takových jedinců z měření by negativně ovlivnilo výsledky (Matthews, 1974) (Innes, 1984). Griffey dokonce pozoroval, že nepravidelnost se zvyšuje s velikostí, pročez přišel s vlastním přístupem k měření těchto lišejníků (viz níže) (Griffey, 1977).

Žádný z výzkumníků nezapočítává srostlé jedince, stejně jako jsou vynechávány lišejníky prokazatelně odumřelé. Zároveň se někteří brání i riziku ovlivnění výsledků vlivem přežití jedinců z předchozí expozice substrátu. Calkin vynechává stélku větší o více než 20 % než druhý největší ze zkoumané skupiny (Calkin & Ellis, 1980), Rapp pro změnu jedince většího o více než 10 mm (Rapp & Nyberg, 1981).

4.3.3 Měření

Již od svého vzniku v padesátých letech pracuje lichenometrie takřka výhradně s předpokladem, že největší lišejník je ukazatelem minimálního stáří substrátu (Beschel, 1961) (výjimkou z tohoto předpokladu mohou být metody soustředující se na celkové pokrytí substrátu lišejníkem či celou škálu velikostí (Bradwell, 2009), o kterých píš níže). Pro najít

největšího lišejníku je tedy nutné mít definovaný parametr, podle kterého velikost lišejníku změřit.

Existuje vícero různých přístupů k měření, jejichž výsledky často nejsou reprodukovatelné (Noller & Locke, 2000). Jednou z možností je měřit nejdelší osu stélky – k tomu dochází např. Innes, který argumentuje tím, že nejdelší osa reprezentuje ideální růst a tedy i stáří lišejníku (Innes, 1985b). Zároveň ale varuje před rizikem zahrnutí srostlých stélek více jedinců do měření. Nejdelší osu používá k měření celá řada vědců (Bull & Brandon, 1998; Denton & Karlén, 1973; Karlén, 1973; Matthews, 1974), častěji je ale kombinována s dalšími parametry (viz níže).

Další variantou je měření nejkratší osy stélky či největšího vepsaného kruhu (což je označení téhož různými autory) (Innes, 1985b). Důvodem pro použití nejkratší osy je obava, že nejdelší osa může být anomálním projevem a tedy bude nadhodnocovat stáří substrátu; používali ji např. Caseldine, Gellatly, Dahms či Birkeland (Birkeland, 1973; Caseldine, 1985; Dahms, 2002; Gellatly, 1983).

V mnohých studiích používali autoři různé kombinace parametrů. Jednou z možností je kombinace nejdelší osy lišejníku a průměrné šířky lišejníku (Erikstad & Sollid, 1986). Připouštějí ovšem, že průměrná šířka je těžko určitelný parametr, který v případě své práce pouze odhadovali. Při zjišťování růstové rychlosti u rodu *Rhizocarpon* požil Bradwell nejdelší osu stélky, osu na ní kolmou a ještě průměrnou šířku lišejníku (Bradwell & Armstrong, 2007). Griffey zase změřil nejdelší i nejkratší osu a následně plochu elipsy přepočítal na plochu kruhu (Griffey, 1977).

Další možností užívanou vědci je nezaměřit se na jednotlivé lišejníky, nýbrž na celou populaci daného lišejníku na daném místě. Tento přístup otevírá možnost dvěma metodám – size-frequency (četnost velikostí lišejníku) a procentuálnímu pokrytí. Při určování četnosti velikostí je analyzován soubor všech stélek daného lišejníku na zkoumaném místě, které ovšem musejí být vzhledem k náročnosti tohoto procesu dostatečně malé – metoda není vhodná pro použití v morénách či suťovištích (McCarroll, 1994). Pomocí statistické analýzy je poté vytvořena (zpravidla logaritmická) křivka, případně histogram zastoupení jednotlivých velikostí (resp. věků) v populaci a z ní je možné extrapolovat stáří populace a tedy i minimální stáří substrátu (Andersen & Sollid, 1971; Nikonov & Shebalina, 1979). Přesto, že tato metoda byla některými studiemi ukázána jako nespolehlivá (cf. Innes, 1983), existují snahy o její zdokonalení a další využívání (Loso & Doak, 2006; Smirnova & Nikonov, 1990).

Vrcholem této snahy je zapojení moderních statistických metod jako teorie extrémních hodnot do vyhodnocování dat, což přináší velmi přesvědčivé výsledky (Jomelli et al., 2007).

Procentuální pokryv (percent cover) je další možností využití celé populace na daném místě pro určení stáří substrátu. Ačkoliv je dnes považován za problematický, neboť procentuální pokryv je velmi ovlivněn tendencí ke srůstání jednotlivých druhů (koalescencí), prostorovou kompeticí, reliktů původního porostu či odumřením vlivem sněhu (snow-kill) (Noller & Locke, 2000), v minulosti byl v kombinaci úspěšně použit pro relativní datování posunu ledovců (Birkeland, 1973). Jako absolutní metoda datace je ovšem dle parametrů nevhodná, a to zejména díky faktu, že procentuální pokryv lišejníku je na rozdíl od jeho velikosti stélky mnohem více závislý na lokálním mikroklimatu; Innes proto vidí jediný jeho možný přínos při relativním datování malých oblastí, na něž ostatní metody nejsou vhodné (Innes, 1986b).

4.3.4 Technologie

Pro měření velikostí a délek se přímo v terénu většinou používají vcelku jednoduché pomůcky jako (průhledná) pravítka a metry, z čehož také pramenní nenákladnost metody (Innes, 1983), případně digitální posuvné měřítko (Larocque & Smith, 2004; Rosenwinkel et al., 2015); pro měření na zakřiveném povrchu pak ohebné pravítko (Bull & Brandon, 1998) či „krejčovský“ metr (Bradwell & Armstrong, 2007). Se zajímavým postřehem přišla Winchester v práci Winchester a Chaujar (2002), když používání krejčovského metru s přesností ± 1 mm doporučovala, aby nevznikal „zavádějící pocit přesnosti, které nemůže být dosaženo kvůli chybám výzkumníka, nepravidelnostem okraje stélky, hrubosti povrchu či změnám velikosti v závislosti na vlhkosti“. Tato vědkyně také využívala průhledného filmu se soustřednými kružnicemi v případech, kdy okraje lišejníku byly nejasné (Winchester & Chaujar, 2002). Další velmi oblíbenou metodou je analýza fotografií, kterou používá celá řada výzkumníků, kdy je focený lišejník snímán společně s měřítkem známé velikosti (mince, pravítko, ...) (Armstrong & Bradwell, 2015; Gauslaa et al., 2007; Hooker, 1980; Miller & Andrews, 1972). Pokročilé metody analýzy v počítači pak tuto práci výrazně zefektivňují a umožňují tak rychlejší sběr většího množství dat (Gazzano et al., 2009; McCarthy & Zaniwski, 2001).

4.4 Zpracování dat

Nedílnou součástí lichenometrie je pochopitelně i vyhodnocování získaných dat. Patrně nejdůležitější fází je tvorba růstové křivky zkoumaného lišejníku, s jejíž pomocí je poté

možné zjistit minimální stáří lišejníku potažmo substrátu, na němž se vyskytuje. Výzkumníci tvoří růstové křivky buď přímo (na základě lišejníků, jejichž stáří je zároveň zkoumáno) či nepřímo (srovnáním s lišejníky na substrátu známého stáří v co nejpodobnějších podmínkách) (Armstrong, 2004).

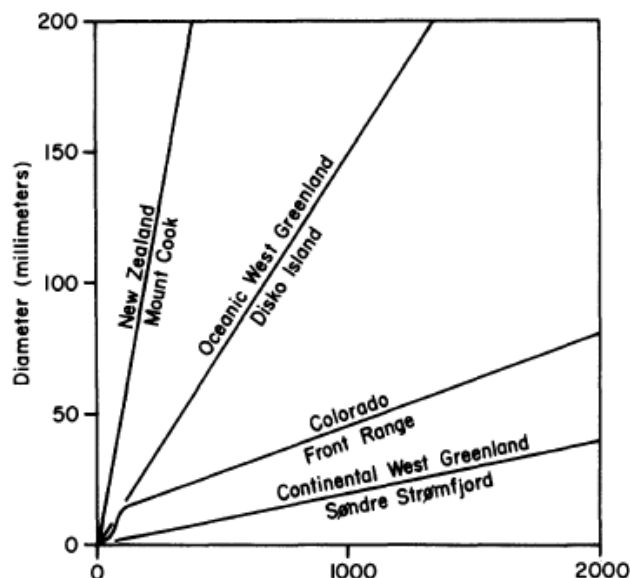
4.4.1 Přímá tvorba růstové křivky

Podle zakladatele metody Beschela „přímé měření stejné rostliny v dostatečně dlouhých časových intervalech musí zůstat základem každé analýzy růstu“ (Beschel, 1961). Přímou tvorbou růstové křivky se i dnes zabývá velké množství výzkumníků. Jedním z nich je McCarthy, který po dobu 4 let každoročně měřil přes sto zástupců lišejníku *Rhizocarpon geographicum*. Dospěl k tomu, že roční radiální přírůstek se velmi liší jak mezi jednotlivými jedinci na základě velikosti, tak meziročně u téhož jedince na základě vnějších podmínek (McCarthy, 2003). K podobnému výsledku dospěli i Winchester a Chaujar, která po 39 měsících znovu změřili stélky lišejníku *Rhizocarpon geographicum* na hřbitovech ve Walesu. Zjistili, že jednotlivé lišejníky vyrostly o 2-11 mm, tedy že rostly velmi nestejnoměrně (Winchester & Chaujar, 2002). Jedním z nejdelších měření (trvalo 26 let) bylo měření skoro padesáticentimetrového lišejníku *Rhizocarpon geographicum*, které ukázalo, že jedinec roste různými rychlostmi nejen v různých letech, ale také v různých částech stélky. Změřené výkyvy se pohybovaly v rozpětí 0.02–1.54 mm/rok (Matthews & Trenbith, 2011). Podobných výsledků byla publikována celá řada (Bradwell & Armstrong, 2007; Roof & Werner, 2011).

Zdá se, že tedy přímé získávání růstové křivky není vzhledem k proměnlivosti rychlosti růstu spolehlivé a tak pro potřeby lichenometrie použitelné. Zároveň ovšem může přinést různá zajímavá data referující o změně rychlosti růstu v souvislosti se změnou prostředí (Roof & Werner, 2011) či o různé rychlosti růstu v závislosti na velikosti a stáří jedince (Bradwell & Armstrong, 2007).

4.4.2 Tvar růstové křivky

Na základě přímého měření se lichenologové snažili zjistit, jak přesně se vyvíjí vztah mezi velikostí lišejníku a ročním radiálním přírůstkem. Již Beschel popsal, že lišejník neroste po celý svůj život konstantní rychlostí. Po kolonizaci následuje dlouhá fáze, kdy ještě stélka není viditelná, následovaná fází zrychleného růstu, kterou označil jako „great (growth) period“.



Obrázek 3 – růstové křivky lišejníku *Rhizocarpon geographicum* v různých zeměpisných podmínkách (převzato z Webber & Andrews, 1973)

Ta trvá několik desítek let a je následována konstantním pomalejším růstem, který se zdá být časově neomezený (Beschel, 1973). Toto schéma bylo mnohými autory upravováno, ovšem je stále k nalezení i v současných publikacích (např. Rosenwinkel et al., 2015). Bull a Brandon při výzkumu na Novém Zélandu přišli s rovnicí, již matematicky popsali růstovou křivku rodu *Rhizocarpon* včetně fáze zrychleného růstu, která podle nich trvá zhruba 20 let (Bull & Brandon, 1998) (Obrázek 3). V protikladu stojí publikace autorů Loso a Doak, kteří považují teorii o fázi zrychleného růstu za „selhání v pochopení dynamiky růstu populace lišejníků“. Sice nalézají typickou růstovou křivku pro lišejník *Rhizocarpon*, ovšem v návaznosti na četné experimenty ji považují za „funkci interakce mortality a úspěšnosti při sběru dat, spíše než opravdového růstu lišejníku“ (Loso & Doak, 2006). Někteří poznamenávají, že fáze zrychleného růstu se objevuje pouze při nepřímém získávání růstové křivky, a že pro ni neexistuje žádný podklad získaný přímým měřením (Roof & Werner, 2011). Měřením tuto teorii naopak vyvrátil Proctor, který na lišejníku *Buelia canescens* změřil postupné zvyšování rychlosti růstu u malých jedinců (Proctor, 1977).

4.4.3 Nepřímá tvorba růstové křivky

Při lichenometrii je zpravidla využíváno tvorby růstové křivky nepřímým způsobem. K jejich kalibraci jsou využívány substráty známého stáří, typicky náhrobní kameny, opuštěné domy, kamenné zdi, výsypky dolů, mohyly a jiné člověkem vytvořené a tedy i snadno datovatelné podklady (ovšem s několika riziky – povrchy mohou být člověkem čištěny a zároveň jsou např. v případě náhrobních kamenů výrazně menší než zkoumaná oblast, tedy je zde menší pravděpodobnost najít odpovídajícího největšího lišejníku) (Innes, 1985b), případně je stáří přírodního substrátu zjišťováno pomocí jiných zdrojů – historických fotografií, radiokarbonové metody či dendrochronologie (Noller & Locke, 2000), která je ovšem problematická, neboť lag-time stromů může být výrazně vyšší než lag-time lišejníků (Innes, 1985b). Tyto substráty a na nich rostoucí lišejníky jsou v odborné literatuře nazývány kontrolními body (např. Denton & Karlén, 1973).

Zajímavý způsob datace použili výzkumníci ve Walesu – podařilo se zde odvodit roky sesuvů půdy podle neplacení nájmu místní farmy, jež bylo podle výzkumníků způsobeno zavalením úrody sesuvy. Takto datovali dokonce událost z roku 1898 (Winchester & Chaujar, 2002). O něco intuitivnější a častější metodou je datování pomocí pozůstatků zemětřesení (Bull & Brandon, 1998; Smirnova & Nikonov, 1990).

V praxi je nepřímá tvorba růstové křivky sérií kompromisů mezi různými aspekty kontrolních bodů. Ideálem je co největší množství kontrolních bodů, které jsou rozložené v čase a jež místními podmínkami odpovídají zkoumané lokalitě (Noller & Locke, 2000). Evans se na Islandu potýkal s nedostatkem vhodných datovatelných míst – sice měl k dispozici několik hřbitovů v oblasti, ovšem na každém panovaly trochu jiné klimatické podmínky, lišila se průměrná roční teplota i úhrn srážek, kvůli čemuž musel například vyřadit i hřbitov ležící ve stejné nadmořské výšce (Evans et al., 1999).

Po změření velikosti lišejníků na površích známého stáří (tj. po získání kontrolních bodů) je možné sestavit růstovou křivku, která se těmito body proloží. Z této křivky je poté možné odečíst, jakému věku odpovídá námi zkoumaný lišejník či lišejníky (Beschel, 1973).

4.5 Využití metody

Lichenometrie nalézá uplatnění v celé řadě situací. Může se jednat jak o útvary přírodního původu, tak o útvary vytvořené člověkem (za zmínku stojí kupříkladu sochy na

Velikonočních ostrovech) (Bradwell & Armstrong, 2007) (Obrázek 4). Innes ještě doplňuje datování vulkanické aktivity Birkenmajerem a škrapů Trudgillem. Nadto se podle něj ještě otevírá možnost datovat kamenné stavby jako mosty a budovy (Innes, 1985b), čímž by se lichenometrie připodobnila dendrochronologii při datování obrazů (Bauch & Eckstein, 1981).

Dále představím několik konkrétních výzkumů z různých lokalit a s různými postupy, na kterých demonstruji reálný přínos metody.

Table 1 Some worldwide applications of lichenometric dating

Type of surface	Location	Author(s)
River channels (abandoned)	England	Macklin (1986); Macklin <i>et al.</i> (1992)
River terraces	England	Merrett and Macklin (1999)
	Iceland	Maizels and Dugmore (1985); Thompson and Jones (1986)
	Norway	Maizels and Petch (1985)
Flood deposits	Greece	Maas and Macklin (2002)
	Corsica	Gob <i>et al.</i> (2003)
Lake shorelines	Norway	Matthews <i>et al.</i> (1986)
	Spitsbergen	André (1985, 1986)
	Iceland	Evans <i>et al.</i> (1999)
Raised beaches	Gulf of Bothnia	Broadbent and Bergqvist (1986)
Rock glaciers	Norway	Vere and Matthews (1985)
	Iceland	Martin <i>et al.</i> (1994)
	Swiss Alps	Haerberli <i>et al.</i> (1979); Burga <i>et al.</i> (2004)
Protalus ramparts	Norway	Shakesby <i>et al.</i> (1987)
Patterned ground	Norway	Cook-Talbot (1991)
Talus	Spitsbergen	André (1985, 1986)
Debris flows	Swedish Lapland	Nyberg (1985)
	Poland	Jonasson <i>et al.</i> (1991)
Landslides	Italian Alps	Porter and Orombelli (1981)
	Norway	Dawson <i>et al.</i> (1986)
Statues	Easter Island	Follmann (1961)
Stone walls	England	Laundon (1980)
	Colorado	Benedict (1985)
Stone circles	England	Winchester (1984, 1988)
Earthquake-induced faults/disruptions	Tadjikistan	Nikonov and Shebalina (1979); Smirnova and Nikonov (1990); Bull (1996)
	California	Bull (1996)
Earthquake-induced rockfalls	Russia	Nikonov (1988)
	New Zealand	Bull <i>et al.</i> (1994); Bull and Brandon (1998)
Snow-free areas	Colorado	Benedict (1993)
Moraines	Iceland	Thompson (1988); Evans <i>et al.</i> (1999); Caseldine (1990, 1991); Kugelmann (1991)
		Bradwell (2004); Bradwell <i>et al.</i> (2006)
		McKinze <i>et al.</i> (2004)
	Norway	Denton and Karlén (1973); Matthews (1974, 1977, 1994, 2005)
		Innes (1986); Erikstad and Sollid (1986); McCarroll (1990); Ballantyne (1990); Bickerton and Matthews (1992); Winkler <i>et al.</i> (2003)
	Spitsbergen	Werner (1990)
	Greenland	Beschel (1958, 1961); Geirsdóttir <i>et al.</i> (2000)
	Alaska	Denton and Karlén (1973); Solomina and Calkin (2003)
	Canada	Luckmann (1977); Smith <i>et al.</i> (1995)
		Larocque and Smith (2004)
	Patagonia	Winchester and Harrison (1994, 2000)
		Winchester <i>et al.</i> (2001)
	New Zealand	Burrows (1975); Gellatly (1982)
		Winkler (2000); Lowell <i>et al.</i> (2005)
	Kenya	Spence and Mahaney (1988)
	Peru	Rodbell (1992)
	Antarctica	Sancho and Valadares (1993); Goodwin (1996)

Obrázek 4 – přehled využití lichenometrie dle povahy datovaného útvaru (převzato z (Bradwell & Armstrong, 2007))

4.5.1 Modelling late-holocene snow-avalanche activity: Incorporating a new approach to lichenometry

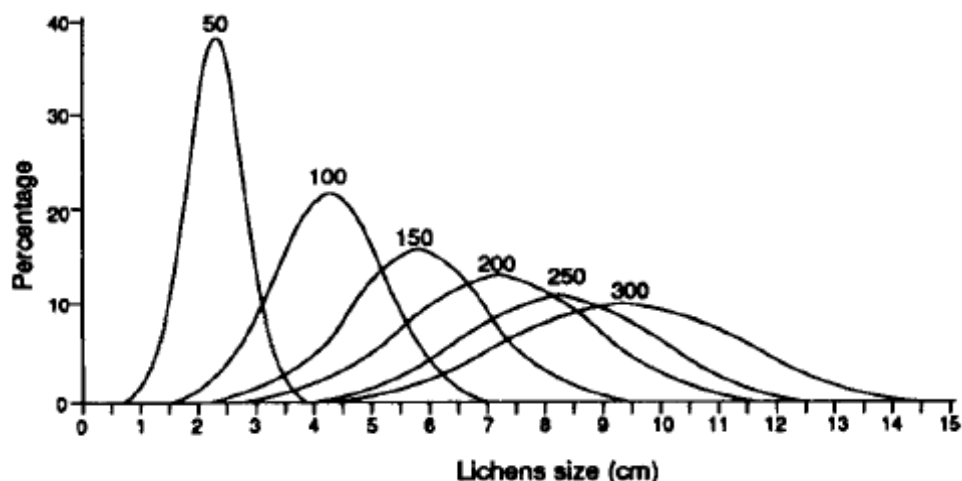
McCarroll (1993) přišel v devadesátých letech s velmi specifickou metodou lichenometrie, kterou se snaží datovat plochy, které jsou ovlivněny vícero událostmi. V této pilotní studii svou metodu zkoušel v Norsku na kamenných valech a suťovištích, která vznikla dlouhodobým působením sněhových lavin.

Jeho metoda vychází z kombinace dvou oblíbených lichenometrických postupů – hledání největšího lišejníku a četnost velikostí lišejníku. Ve zkoumaném suťovém poli hledal na každém z vedle sebe ležících kamenů vždy největší lišejník. Po najití a změření postoupil na nejbližší kámen a takto změřil největší lišejník na 50 kamenech větších než 30 cm. Měření opakoval vždy dvakrát v každé vytyčené ploše o velikosti 30x10 m. Z naměřených hodnot vytvořil histogram, stejně jako tomu je při užití metody četnosti velikostí lišejníku. Analýzou tohoto histogramu se snažil získat informaci, ke kolika různým lavinám na daném místě došlo. Vrcholy histogramu měly podle jeho představ korespondovat s jednotlivými událostmi.

Při vyhodnocování výsledků své metody přišel na zásadní problém - vědom si skutečnosti, že s rostoucí zkoumanou plochou roste i velikost největšího lišejníku, stanovil experimentálně koeficienty, kterými zjištěné velikosti lišejníků násobil (u malých kamenů byl koeficient > 1 , u velkých naopak < 1).

Nakonec se McCarrollovi ani pomocí metody vyvinuté speciálně pro podobné případy nepodařilo uspokojivě datovat jednotlivé historické laviny. To bylo zapříčiněno mimo jiné skutečností, že kameny svalené staršími lavinami byly zasypávány kameny z lavin mladších. Zároveň čím starší substrát, tím širší je rozpětí mezi nejmenšími a největšími přítomnými lišejníky. Proto starší laviny v histogramu splývají (Obrázek 5).

Přes „neúspěch“ metoda přesto přináší posun v našem vědění. Podle autora sice získané výsledky neumožňují přesně interpretovat, kolik lavin kdy spadlo, ovšem pomocí tvorby modelů a jejich srovnání se získanými výsledky umožňují vyvrátit nemožné scénáře, což dokládá na sérii šesti modelů, z nichž některé byly založené na reálných hypotézách o lavinách v oblasti. Tak kupříkladu vyvrací teorii, že nejvíce lavin padalo v oblasti v 17. a 18. století, tedy v době vrcholící malé doby ledové, a naopak podporuje model označující za lavinově nejvíce aktivní 19. století, kdy se otepluje a malá doba ledová odeznívá.



Obrázek 5 – model distribuce velikostí lišejníků při výskytu lavin v padesátiletých intervalech (převzato z McCarroll, 1993)

4.5.2 Lichenometric dating of slope movements, Nant Ffrancon, North Wales

Winchester a Chaujar (2002) se zaměřili na datování sesuvů půdy přes silnici v severním Walesu. Jednalo se o silnici s mnoha datovanými sesuvy v posledních desítkách let, tudíž se dalo předpokládat, že zde k sesuvům docházelo i v dálnější minulosti. Vzhledem k faktu, že se autorům podařilo získat nezávislé data některých sesuvů, jedná se o velmi dobré ozkoušení účinnosti lichenometrie v horizontu až 150 let.

Výzkumníci využili dvě metody lichenometrického datování – největší lišejník (měřený dle nejdelší osy) na stanovišti pro určení růstové křivky a frekvence velikostí lišejníku pro určení stáří sesuvů. Nejrozšířenějším druhem byl *Rhizocarpon geographicum*, proto byli měření zástupci tohoto druhu. Terén jednotlivých sesuvů nebyl procházen jasně definovaným způsobem, neboť oblasti sesuvu porostlé lišejníky byly malé a bylo tak snadné zkoumat je jako celek. Změřeno bylo celkem 3700 jedinců ze 76 populací. Pro tvorbu růstové křivky bylo využito zajímavé kombinované metody, kdy nepřímou tvořená růstová křivka byla částečně vytvářena přímou metodou. Na náhrobních kamenech dvou nedalekých hřbitovů změřili výzkumníci několik desítek jedinců, které přeměřili po 39 měsících. Tím získali dva body v růstové křivce, které – tam, kde to bylo možné – doplnili o třetí bod, letopočet na náhrobním kameni. Zároveň stanovili lag-time na 18 let prozkoumáním nejnovějších náhrobků (hřbitovy byly stále využívány). Rychlost růstu byla tímto způsobem stanovena na 1,47 mm/rok. Je zajímavé, že nezávisle stanovené rychlosti růstu na základě přímého měření i po započítání data z náhrobků vyšly stejně, což potvrdilo stanovený lag-time.

Na tomto základě byla vypočítána stáří jednotlivých sesuvů, a to konkrétně analýzou histogramů četnosti velikostí. Srovnáním s úředními záznamy o placení daní nepřímou

potvrdili výrazný sesuv datovaný na rok 1898, kdy majitel farmy nezaplatil nájemné (podle autorů kvůli ztrátě úrody právě vinnou sesuvu). Srovnáním se záznamy místní správy silnic zase potvrdili sesuv z roku 1954 datovaný metodou největšího lišejníku. V místě sesuvu byla pravděpodobně poškozena a následně opravena ochranná zeď silnice, na níž byly ony největší lišejníky nalezeny. Zajímavé je, že četnost velikostí v tomto případě nevydala žádné výsledky, což si autoři vysvětlují solením silnice v zimě a tím ovlivněným růstem lišejníků na ochranné zdi. Ještě jednou zajímavostí je sesuv, jehož analýzou výzkumníci získali histogram s více vrcholy, které korespondují s daty několika sesuvů podle správy silnic. To si vysvětlují dvěma sesuvy v jednom místě, kdy kameny z mladšího sesuvu kontaminují kameny staršího sesuvu.

4.5.3 Tephrochronology, lichenometry and radiocarbon dating at Gulkana Glacier, central Alaska Range, USA

Během tohoto výzkumu se Begét (1994) zabýval poměrně dlouhým historickým horizontem – vývojem ledovců v Coloradu v posledních 30 000 letech. Ukazuje, že jediné kombinace vícera různých metod umožňuje datovat události v celém tomto rozpětí – samostatně není možné je použít pro celé časové rozpětí a zároveň se ukazuje, že v závislosti na lokálních podmínkách umožňuje každá z metod získat jinak přesná data.

Z lichenometrických metod zde byl použit zejména procentuální pokryv v kombinaci s největším lišejníkem na základě jeho nejmenšího průměru. Prohledávaná lokalita byla definována poměrně vágně – jednalo se o „místo, kde byl po dobu 30 minut prováděn průzkum“, měřeným lišejníkem byl *Rhizocarpon geographicum* sensu lato. V první fázi výzkumu byl odhadován pokryv na 50 kamenech v každé vybrané lokalitě, ovšem protože Begét poté vypočítal, že mezi průměrným pokryvem a největším lišejníkem na kameni existuje lineární vztah, rozhodl se posléze určovat pouze procentuální pokryv.

Při vyhodnocení výsledků se mu podařilo přesvědčivě oddělit různě staré morény podle velikosti největšího jedince a maximálního procentuálního pokrytí, a to až do stáří 3 000 let. Zároveň naznačuje možnost využití kombinace křivek závislosti procentuálního pokrytí lišejníky, úrovně zvětrání a zaoblení oblázků na čase pro přesnější relativní datování.

4.5.4 Lichenometrical studies and dating of debris flow deposits in the High Tatra Mountains, Poland

Na území České republiky nebyla nikdy provedena komplexní lichenometrická studie. Lichenometrie byla použita jen jako doplňková metoda, a tak bylo například mapováno minimální stáří kamenů Harrachovské jámy v Krkonoších, kde lichenometrie prokázala, že je jáma stále formována vlivem padajících kamenů (Margold et al., 2011).

V našem bezprostředním okolí se lichenometrickým datováním zabýval ponejvíce Polák Adam Kotarba. Ten se věnoval zejména území Vysokých Tater na slovenské i polské straně – v angličtině pak vyšel jeho článek ve spolupráci s dalšími vědci, kde poprvé používá lichenometrii na území Vysokých Tater a stanovuje místní růstovou křivku pro *Rhizocarpon geographicum* (Jonasson et al., 1991).

Během tohoto výzkumu se celý tým zaměřil na údolí v polské části Vysokých Tater a sesuvy půdy a sutí v něm. Výzkumníci pracovali s lišejníkem *Rhizocarpon geographicum*, pro nějž stanovili růstovou křivku nepřímým způsobem, a to měřeními na kamenných zdech budov stojících v údolí. Růstová křivka byla vyjádřena rovnicí ($L_d = 0,44 \cdot A - 4$) kde L_d – průměr lišejníku v mm, A – věk lišejníku v letech. Lag-time byl určen experimentálně, když Kotarba při svém předešlém výzkumu očistil některé kameny od lišejníků, které se zde znovu objevily až po deseti letech.

Při měření byli vynecháni všichni jedinci, kteří převyšovali druhý největší lišejník na zkoumané lokalitě o více než 10 mm, a to z důvodu rizika kontaminování výsledků lišejníkem ze staršího substrátu. Výsledkem je zjištění, že většina půdních sesuvů proběhla v době mezi 100-180 lety. Vedlejším zjištěním bylo například, že v nadmořské výšce < 900 m nemá lichenometrie (pravděpodobně kvůli znečištění) význam a že časový horizont pro efektivní využití lichenometrie ve Vysokých Tatrách se pohybuje kolem 200-300 let, neboť později dochází ke srůstání stélek a kolonizaci ostatními druhy rostlin.

5 Diskuse – slabiny lichenometrie

Po celou dobu existence je lichenometrie vystavena kritice takřka všech jejích aspektů. Jednu z prvních kritik napsala Jochimsen, kde se ohrazuje i proti některým předpokladům technik. Kupříkladu tvrdí, že tvorba morén není jasně prozkoumaným jevem a že proto není možné s jistotou vyloučit dřívější kolonizaci než po ústupu ledovce, neboť ten před sebou sune množství materiálu, který může být již kolonizován (Jochimsen, 1973). Tohoto problému si byli vědomi i mnozí zastánci lichenometrie a aplikovali různé metody, jak vliv předchozí kolonizace při měření vyloučit (Calkin & Ellis, 1980; Jonasson et al., 1991; Rapp & Nyberg, 1981).

Worsley se pokusil definovat, v jakých oblastech leží zdroje nepřesnosti a tudíž i nespolehlivosti metody (Worsley, 1981, in Innes, 1985). Tyto oblasti podle něj jsou:

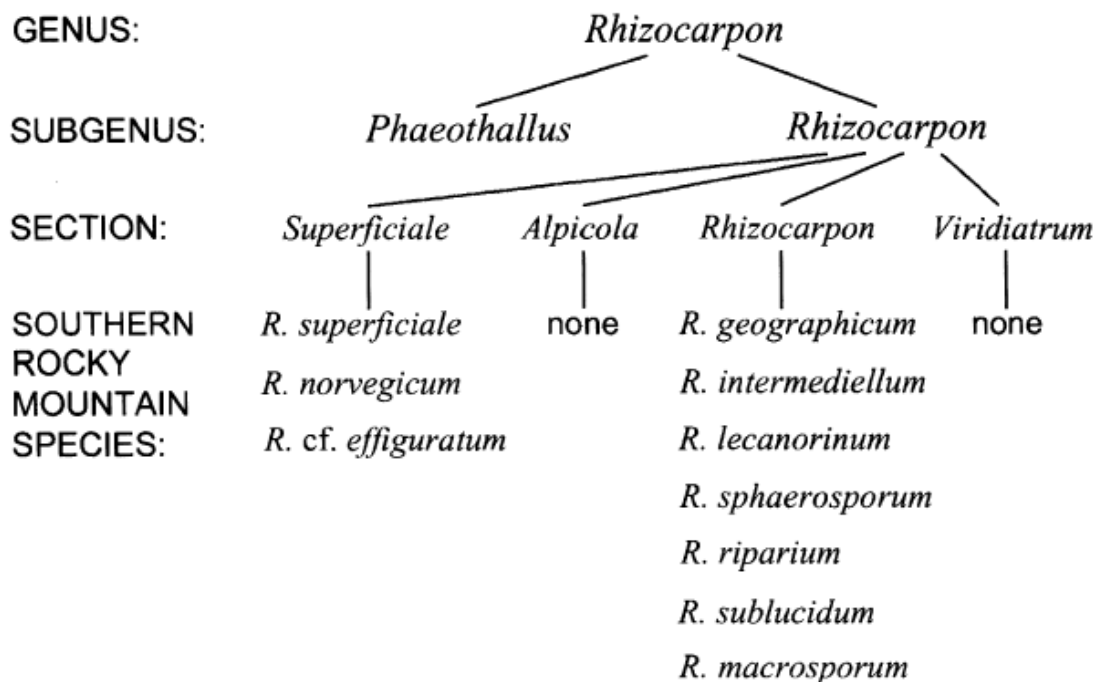
- I. Povaha lišejníkové kolonizace
- II. Vliv jiných faktorů než času na růstovou rychlost lišejníků
- III. Nemožnost reprodukovat výsledky různých měření
- IV. Nedostatečnost jediného parametru jako ukazatele času
- V. Problematicnost metod spojených s určováním růstových křivek

S dobou kolonizace se potýkalo také mnoho autorů. Jedním z původních předpokladů lichenometrie sice je, že doba mezi ustálením substrátu a kolonizací lišejníkem je zanedbatelná (Armstrong, 2004; Noller & Locke, 2000). Faktem ovšem je, že mnozí další docházejí experimentálně i teoreticky k dost odlišným údajům. U druhu *Rhizocarpon geographicum* to může být podle podmínek 1, 5, 10, 15, někde se ovšem objeví až po padesáti letech, století či vůbec (Caseldine, 1985; Gordon & Sharp, 1983; Matthews & Trenbith, 2011; Smirnova & Nikonov, 1990). Vliv jiných faktorů než čas na růst lišejníků je více než dobře prokázán a již jsem jej popsal v této práci (Obrázek 3), ovšem negativní ovlivnění výsledků je minimalizováno nepřímou tvorbou růstových křivek (Roof & Werner, 2011). Přesto z tohoto důvodu někteří raději používají lichenometrii čistě jako relativní datovací metodu (Rosenwinkel et al., 2015). Otázkou k zodpovězení ovšem zůstávají faktory dlouhodobější, jako je oteplování klimatu a znečištění prostředí, které mohou pozitivně i negativně ovlivnit růst lišejníků a tím i jejich růstové křivky (Armstrong, 2004; McCarroll, 1993; Raczkowska, 2006). Na nedostatečnou reprodukovatelnost výsledků různých měření naráží vědci také od vzniku lichenometrie, a to zejména z důvodu velkého množství různých metod a měřených parametrů. Někteří se sice snaží najít kupříkladu univerzální vztah mezi

nejdelší a nejkratší osou lišejníku, avšak ukazuje se, že převody jsou velmi nepřesné (Innes, 1985b; Matthews, 1975).

Jako metodický problém se zdá být také neshoda vědců v otázce, jak moc přesně je nutné určit druh lišejníku. Jednotlivé sekce a druhy rodu *Rhizocarpon* jsou totiž poměrně obtížně rozeznatelné vizuálně, v terénu je pak identifikace často i nemožná (Innes, 1982, 1985a). Rozpor je dobře vidět na sekcích *Alpicola* a *Rhizocarpon* (kam spadá i druh *R. geographicum*). Matthews je ve studiích nerozlišuje, neboť to podle něj není v terénu spolehlivě možné (Matthews, 1974), zatímco Innes se snaží pracovat jen s jednou z nich, neboť zjistil, že *Alpicola* kolonizuje substrát později, ovšem posléze doroste větších velikostí (Innes, 1983, 1985b). Innes i další dokazují, že sekce *Alpicola* a *Rhizocarpon* rostou stejně rychle v raných fázích, než se rychlost jejich růstu odlišuje (Denton & Karlén, 1973; Innes, 1982). Benedict zase uznává, že rozdíly jsou veliké a že se liší i jednotlivé druhy sekce *Rhizocarpon*, ovšem považuje spolehlivé rozlišení za takřka nemožné a pro zachování jednoduchosti metody, zejména pokud se jedná o metodu četnosti velikostí lišejníku, a používá tak označení *Rhizocarpon* podrodu *Rhizocarpon* (Benedict, 2009).

Diskutována je i rozdílná schopnost výzkumníků při pátrání a měření. Innes nejprve uvádí zjištění svých kolegů Andrewse a Webbera. Při hledání největšího lišejníku na jedné moréně sedmi lidmi došli k rozptylu 6-14 mm (Andrews & Webber, 1964 in Innes, 1985). Kromě dalšího zmiňuje své zjištění, že výsledky jednoho výzkumníka jsou poměrně stabilní, mezi výzkumníky navzájem se mohou velmi lišit (Innes, 1985b). Na základě toho uspořádal Osborne experiment, kdy pět výzkumníků pátralo na stejné moréně po stejnou dobu – kromě toho, že každý z nich zařadil mezi svých deset největších lišejníků rozdílné jedince, se neshodli ani na vyřazení jednoho z jedinců potenciálně srostlého z více stélek z měření (Osborn et al., 2015).



Obrázek 6 – zástupci lišejníku rodu *Rhizocarpon* žijící ve skalistých horách (převzato z Benedict, 2009)

Jednou ze zásadních výčitek také je, že značná část lichenometrických výzkumů neuvádí možné chyby a odchylky (Obrázek 2). Částečně to je způsobeno i tím, že v případě lichenometrie existuje velké množství jejich zdrojů, přičemž u mnoha z nich není snadné je kvantifikovat (Jomelli, et al., 2007). Zároveň přestože se metoda ze své logiky snaží stanovit minimální stáří substrátu (McCarroll, 1994; McCarthy, 2003; Webber & Andrews, 1973), ve výsledcích studií je možné často spatřit konkrétní letopočty bez nějakého dalšího vysvětlení (Winchester & Chaujar, 2002), případně přesně popsané letopočty zjištěné metodou největšího lišejníku s pomocí radiokarbonové metody, která přitom deklaruje přesnost ± 85 let (Rodbell, 1992). Pochybnosti o přesnosti panují i u extrapolovaných růstových křivek, které sahají daleko za poslední kontrolní bod, případně jsou postaveny právě na jednom bodu (Benedict, 2009).

V minulosti se objevilo volání po metodologickém sjednocení lichenometrických přístupů, čímž by bylo možné předejít celé řadě výtek (Locke et al., 1979). V reakci na to ovšem někteří namítají, že vzhledem k lichenometrii zkoumaným fenoménům, které jsou velmi proměnlivé, je výrazné sjednocení metody nejen nemožné, ale také nepraktické, neboť každá ze situací si žádá jiné řešení (Innes, 1985b; Webber & Andrews, 1973).

I když se zejména ve studiích vydaných v tomto tisíciletí potýká lichenometrie s ostrou kritikou - přičemž zejména ta od jejích bývalých uživatelů útočící na fundamentální úrovni

budí pozornost svým takřka absolutním odmítnutím metody jako celku (Osborn et al., 2015) - přesto zároveň probíhá její čilý rozvoj. Jomelli představil návrh, kterým sice výrazně zpochybňuje takřka veškeré dosavadní využívání lichenometrie, avšak činí tak ve snaze dodat budoucímu lichenometrickému datování na váze. Podle něj je nutné do lichenometrie zavést moderní matematické a statistické metody, které umožňují analyzovat odchylky a chyby. Jak píše: „dalo by se tvrdit, že chybějící analýza odchylek zpomalila začlenění lichenometrických metod do přírodních věd“ (Jomelli et al., 2007). Jednou z těchto doporučovaných metod je i teorie extrémních hodnot (Naveau et al., 2005), která je ovšem jinými odmítána (Bradwell, 2009).

Při pohledu na články publikované v posledním roce týkající se lichenometrie je možné vypořádat jeden silný trend, kterým je kombinování různých metod s lichenometrií pro přesnější výsledky, jako jsem již uvedl výše u měření kombinujícího lichenometrii s tefrochronologií a radiokarbonovou metodou (Begét, 1994). Tak kupříkladu český výzkumný tým zkoumal v Norsku skalní ledovec a lavinové pole pomocí lichenometrie, analýzy terénu, optické granulometrie, metody Schmidt Hammer a dalších (Hartvich et al., 2017). McCune zase zkoumal mohyly na Aljašce pomocí lichenometrie, radiokarbonové metody a měření sukcese, jež zahrnovalo zkoumání pěti různých parametrů růstu rostlin (McCune et al., in press). A závěrem ještě zmíním výzkum v Nepálu, který využíval lichenometrie k historickému popisu destrukce a oprav buddhistických svatých zdí (Emerman, 2015). Nezdá se tedy, že by lichenometrie byla na ústupu, spíše můžeme mluvit o snaze ji proměnit v plnohodnotnou a spolehlivou datovací metodu.

6 Závěr

„Lichenometrie jako metoda“ není nejvýstižnější popis toho, čím ve skutečnosti lichenometrie je. Jedná se totiž mnohem spíše o soubor datovacích metod, které jsou velmi nesourodé, ovšem jejichž společným jmenovatelem je využití lišejníků. Pro širokou paletu přístupů, kdy by se s trochou nadsázky dalo říci, že co vědec, to metoda, nemůže být v možnostech této práce zmínit všechny možné nuance lichenometrie. To platí dvojnásob o statistickém vyhodnocování získaných dat, jež by samo o sobě vydalo na celou práci.

Tato skutečnost je způsobena ponejvíce tím, že lichenometrie má za sebou již přes šedesát let existence, během které jsme se toho o lišejnících a jejich životě mnoho dozvěděli. A čím více víme, tím více otázek vyvstává. To je ovšem spíše dobrou zprávou – možná zpětně zjistíme, jak naivně byla lichenometrie užívána, ovšem jenom tak bude zajištěno, že budeme napříště získávat výsledky přesnější. K tomu by mohl napomoci i rozvoj různých jejích aspektů, které z lichenometrie tvoří velmi komplexní a precizní záležitost. To má ovšem i stinné stránky. Jak píše Bradwell: „Nezávisle na velikosti úspěchu, komplexita a nedostatek uživatelské přívětivosti těchto přístupů se ukazují být obrovskou nevýhodou při srovnání s jednoduchostí původní metody.“ Dá se tedy očekávat určité tření mezi zastánci propracovaných řešení a stoupenci původního jednoduchého selského principu „čím větší – tím starší“.

Ať už převládne kterýkoliv z nich, lichenometrie samotná pravděpodobně přetrvá. Je totiž faktem, že na mnoha místech Země jsou lišejníky spolu s kameny opravdu tím jediným, čeho můžeme při datování využít.

7 Seznam použité literatury

- Andersen, J. L., & Sollid, J. L. (1971). Glacial Chronology and Glacial Geomorphology in the Marginal Zones of the Glaciers, Midtdalsbreen and Nigardsbreen, South Norway. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography*, 25(1), 1–38.
<https://doi.org/10.1080/00291957108551908>
- Armstrong, R. A. (1983). The biology of the crustose lichen *Rhizocarpon geographicum*. *New Phytologist*, 94, 619–622. <https://doi.org/10.1007/s13199-011-0147-x>
- Armstrong, R. A. (2004). Lichens, lichenometry and global warming. *Microbiologist*, 33(2), 213–219. <https://doi.org/10.1007/s10967-007-0906-6>
- Armstrong, R. A., & Bradwell, T. (2015). “Growth rings” in crustose lichens: Comparison with directly measured growth rates and implications for lichenometry. *Quaternary Geochronology*, 28, 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2015.04.003>
- Bauch, J., & Eckstein, D. (1981). Woodbiological investigations on panels of rembrandt paintings. *Wood Science and Technology*, 15(4), 251–263.
<https://doi.org/10.1007/BF00350943>
- Begét, J. E. (1994). Tephrochronology, lichenometry and radiocarbon dating at Gulkana Glacier, central Alaska Range, USA. *The Holocene*, 4(3), 307–313.
- Benedict, J. B. (1991). Experiments on lichen growth II. Effects of a seasonal snow cover. *Arctic and Alpine Research*, 23(2), 189–199.
- Benedict, J. B. (2009). A Review of Lichenometric Dating and Its Applications to Archaeology. *American Antiquity*, 74(1), 143–172.
- Beschel, R. E. (1961). Dating rock surfaces by growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry). *Geology of The Arctic*.
- Beschel, R. E. (1973). Lichens as measure of the age of recent moraines. *Arctic and Alpine Research*, 5(4), 303–309.
- Birkeland, P. W. (1973). Use of relative age-dating methods in a stratigraphic study of rock glacier deposits, Mt. Sopris, Colorado. *Arctic and Alpine Research*, 5(4), 401–416.
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(06-036\)](https://doi.org/10.1657/1523-0430(06-036))
- Bradwell, T. (2009). Lichenometric dating: A commentary, in the light of some recent statistical studies. *Geografiska Annaler, Series A: Physical Geography*, 91(2), 61–69.
<https://doi.org/10.1111/j.1468-0459.2009.00354.x>
- Bradwell, T., & Armstrong, R. A. (2007). Growth rates of *Rhizocarpon geographicum* lichens: a review with new data from Iceland. *Journal of Quaternary Science*, 22(8), 801–815. <https://doi.org/10.1002/jqs>
- Bull, W. B., & Brandon, M. T. (1998). Lichenometry of regional rockfall events, Southern Alps, New Zealand. *Geological Society of America Bulletin*, (1), 60–84.
[https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1998\)110<0060:LDOEGR>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1998)110<0060:LDOEGR>2.3.CO;2)

- Calkin, P. E., & Ellis, J. M. (1980). A lichenometric dating curve and its application to Holocene glacier in the Central Brooks Range, Alaska. *Arctic and Alpine Research*, 12(3), 245–264.
- Caseldine, C. J. (1985). The extent of some glaciers in northern Iceland during the Little Ice Age and the nature of recent deglaciation. *The Geographical Journal*, 151(2), 215–227.
- Dahms, D. E. (2002). Glacial stratigraphy of Stough Creek Basin, Wind River Range, Wyoming. *Geomorphology*, 42, 59–83. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(01\)00073-3](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(01)00073-3)
- Denton, G. H., & Karlén, W. (1973). Lichenometry: its application to Holocene moraine studies in southern Alaska and Swedish Lapland. *Arctic and Alpine Research*, 5(4), 347–372.
- Drew, E. A., & Smith, D. C. (1967). Studies in the physiology of lichens VIII. Movement of Glucose From Alga To Fungus During photosynthesis in the thallus of *Peltigera polydactyla*. *New Phytologist*, 66, 389–400.
- Emerman, S. H. (2015). The use of lichenometry for assessment of the destruction and reconstruction of Buddhist sacred walls in Langtang Valley , Nepal Himalaya , following the 2015 Gorkha earthquake. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 49(1), 61–79.
- Erikstad, L., & Sollid, J. L. (1986). Neoglaciation in South Norway using lichenometric methods. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography*, 40(2), 85–105. <https://doi.org/10.1080/00291958708552172>
- Esseen, P. A., & Renhorn, K. E. (1998). Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology*, 12(6), 1307–1317. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.97346.x>
- Evans, D. J. A., Archer, S., & Wilson, D. J. H. (1999). A comparison of the lichenometric and Schmidt hammer dating techniques based on data from the proglacial areas of some Icelandic glaciers. *Quaternary Science Reviews*, 18, 13–41. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(98\)00098-5](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(98)00098-5)
- Gargas, A., DePriest, P. T., Grube, M., & Tehler, A. (1995). Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science*, 268(5216), 1492–1495. <https://doi.org/10.1126/science.7770775>
- Gauslaa, Y., Palmqvist, K., Solhaug, K. A., Holien, H., Hilmo, O., Nybakken, L., ... Ohlson, M. (2007). Growth of epiphytic old forest lichens across climatic and successional gradients. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(10), 1832–1845. <https://doi.org/10.1139/X07-048>
- Gazzano, C., Favero-Longo, S. E., Matteucci, E., & Piervittori, R. (2009). Image analysis for measuring lichen colonization on and within stonework. *The Lichenologist*, 41(3), 299–313. <https://doi.org/10.1017/S0024282909008366>
- Gellatly, A. F. (1983). Revised dates for 2 recent moraines of the Mueller Glacier, Mt Cook National Park. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics*, 26(3), 311–315. <https://doi.org/10.1080/00288306.1983.10422245>

- Gordon, J. E., & Sharp, M. (1983). Lichenometry in dating recent glacial landforms and deposits, southeast Iceland. *Boreas*, 12(3), 191–200. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1983.tb00312.x>
- Griffey, N. J. (1977). A lichenometric study of the Neoglacial end moraines of the Okstindan Glaciers, North Norway, and comparisons with similar recent Scandinavian studies. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography*, 31(4), 163–172. <https://doi.org/10.1080/00291957708552019>
- Haines-Young, R. H. (1983). Size Variation of Rhizocarpon on Moraine Slopes in Southern Norway. *Arctic and Alpine Research*, 15(3), 295–305.
- Harrison, S., Winchester, V., & Glasser, N. (2007). The timing and nature of recession of outlet glaciers of Hielo Patagónico Norte, Chile, from their Neoglacial IV (Little Ice Age) maximum positions. *Global and Planetary Change*, 59(1–4), 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2006.11.020>
- Hartvich, F., Blahut, J., & Stemberk, J. (2017). Rock avalanche and rock glacier: A compound landform study from Hornsund, Svalbard. *Geomorphology*, 276, 244–256. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2016.10.008>
- Hawksworth, D. L. (1988). The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 96(1), 3–20. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb00623.x>
- Hill, D. J. (1972). The Movement of Carbohydrate From the Alga To the Fungus in the Lichen Peltigera Polydactyla. *New Phytologist*, 71(1), 31–39. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1972.tb04807.x>
- Hooker, T. N. (1980). Lobe Growth and Marginal Zonation in Crustose Lichens. *Lichenologist*, 12(3), 313–323. <https://doi.org/10.1017/S002428298000031X>
- Hughes, M. K. (2002). Dendrochronology in climatology – the state of the art. *Dendrochronologia*, 20(1–2), 95–116. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00011>
- Innes, J. L. (1982). Lichenometric Use of an Aggregated Rhizocarpon Species. *Boreas*, 11(1), 53–57. Retrieved from isi:A1982NU30900006
- Innes, J. L. (1983). Size Frequency Distributions as a Lichenometric Technique : An Assessment. *Arctic and Alpine Research*, 15(3), 285–294.
- Innes, J. L. (1984). The Optimal Sample-Size in Lichenometric Studies. *Arctic and Alpine Research*, 16(2), 233–244. Retrieved from isi:A1984SX64600010
- Innes, J. L. (1985a). A standard Rhizocarpon nomenclature for lichenometry. *Boreas*, 14(1), 83–85. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1985.tb00890.x>
- Innes, J. L. (1985b). Lichenometry. *Progress in Physical Geography*, 9. <https://doi.org/10.1177/030913338500900202>
- Innes, J. L. (1986a). The Size-Frequency Distributions of the Lichens *Sporastatia testudinea* and *Rhizocarpon alpicola* Through Time at Storbreen , South-West Norway. *Journal of Biogeography*, 13(4), 283–291.

- Innes, J. L. (1986b). The Use of Percentage Cover Measurements in Lichenometric Dating. *Arctic and Alpine Research*, 18(2), 209. <https://doi.org/10.2307/1551131>
- Jochimsen, M. (1973). Does the size of lichen thalli really constitute a valid measure for dating glacial deposits? *Arctic and Alpine Research*, 5(4), 417–424.
- Jomelli, V., Grancher, D., Naveau, P., Cooley, D., & Brunstein, D. (2007). Assessment study of lichenometric methods for dating surfaces. *Geomorphology*, 86(1–2), 131–143. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.08.010>
- Jonasson, C., Kot, M., & Kotarba, A. (1991). Lichenometrical studies and dating of debris flow deposits in the High Tatra Mountains, Poland. *Geografiska Annaler, Series A: Physical Geography*, 73(3), 141–146.
- Karlén, W. (1973). Holocene Glacier and Climatic Variations, Kebnekaise Mountains, Swedish Lapland. *Geografiska Annaler*, 55(1), 29–63.
- Lakatos, M., Rascher, U., & Büdel, B. (2006). Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist*, 172(4), 679–695. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01871.x>
- Lang, A., Moya, J., Corominas, J., Schrott, L., & Dikau, R. (1999). Classic and new dating methods for assessing the temporal occurrence of mass movements. *Geomorphology*, 30(1–2), 33–52. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(99\)00043-4](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(99)00043-4)
- Larocque, S. J., & Smith, D. J. (2004). Calibrated Rhizocarpon spp. Growth Curve for the Mount Waddington Area, British Columbia Coast Mountains, Canada. *Source: Arctic, Antarctic, and Alpine Research Published By: Institute of Arctic and Alpine Research University of Colorado Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36(4), 407–418. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)036\[0407:CRSGCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0407:CRSGCF]2.0.CO;2)
- Lewis Smith, R. I. (1995). Colonization by Lichens and the Development of Lichen-Dominated Communities in the Maritime Antarctic. *The Lichenologist*, 27(6), 473. <https://doi.org/10.1017/S0024282995000600>
- Lindsay, D. C. (1973). Estimates of lichen growth rates in maritime Antarctic. *Arctic and Alpine Research*, 5(4), 341–346.
- Loso, M. G., & Doak, D. F. (2006). The biology behind lichenometric dating curves. *Oecologia*, 147(2), 223–229. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0265-3>
- Luckman, B. H., & Osborn, G. (1979). Holocene glacier fluctuations in the middle Canadian Rocky Mountains. *Quaternary Research*, 11(1), 52–77. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(79\)90069-3](https://doi.org/10.1016/0033-5894(79)90069-3)
- Mangerud, J. (1972). Radiocarbon dating of marine shells, including a discussion of apparent age of Recent shells from Norway. *Boreas*, 1(2), 143–172. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1972.tb00147.x>
- Margold, M., Treml, V., Petr, L., & Nyplová, P. (2011). Snowpatch hollows and pronival ramparts in the Krkonoše Mountains, Czech Republic: Distribution, morphology and chronology of formation. *Geografiska Annaler, Series A: Physical Geography*, 93(2), 137–150. <https://doi.org/10.1111/j.1468-0459.2011.00422.x>

- Matthews, J. A. (1974). Families of lichenometric dating curves from the Storbreen gletschervorfeld, Jotunheimen, Norway. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography*, 28(4), 215–235.
- Matthews, J. A. (1975). Experiments on the reproducibility and reliability of lichenometric dates, Storbreen gletschervorfeld, Jotunheimen, Norway. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography*, 29(3). <https://doi.org/10.1080/00291957508551980>
- Matthews, J. A., & Trenbith, H. E. (2011). Growth Rate Of A Very Large Crustose Lichen (Rhizocarpon Subgenus) And Its Implications For Lichenometry. *Geografiska Annaler, Series A: Physical Geography*, 93(1), 27–39. <https://doi.org/10.1111/j.1468-0459.2011.00004.x>
- McCarroll, D. (1993). Modelling late-holocene snow-avalanche activity: Incorporating a new approach to lichenometry. *Earth Surface Processes and Landforms*, 18(6), 527–539. <https://doi.org/10.1002/esp.3290180606>
- McCarroll, D. (1994). A new approach to lichenometry: dating single-age and diachronous surfaces. *The Holocene*, 4(4), 383–396. <https://doi.org/10.1177/095968369400400406>
- McCarthy, D. P. (1999). A biological basis for lichenometry? *Journal of Biogeography*, 26, 379–386.
- McCarthy, D. P. (2003). Estimating Lichenometric Ages by Direct and Indirect Measurements of Radial Growth: A Case Study of Rhizocarpon agg. at the illecillewaet Glacier, British Columbia. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(2), 203–213. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0203:ELABDA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0203:ELABDA]2.0.CO;2)
- McCarthy, D. P., & Zaniewski, K. (2001). Digital Analysis of Lichen Cover: A Technique for Use in Lichenometry and Lichenology. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33(1), 107. <https://doi.org/10.2307/1552284>
- McCune, B., Ali, N., Hartley, R. J., & Hunt, W. J. (n.d.). Estimating age of rock cairns in southeast Alaska by combining evidence from successional metrics , lichenometry , and carbon dating.
- Miller, G. H., & Andrews, J. T. (1972). Quaternary history of northern Cumberland Peninsula, east Baffin Island, NWT, Canada Part VI: preliminary lichen growth curve for Rhizocarpon geographicum. *Geological Society of America Bulletin*, 83, 1133–1138.
- Nash, T. H. (1996). *Lichen Biology, 2nd Edition*.
- Naveau, P., Nogaj, M., Ammann, C., Yiou, P., Cooley, D., & Jomelli, V. (2005). Statistical methods for the analysis of climate extremes. *Comptes Rendus - Geoscience*, 337(10–11), 1013–1022. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2005.04.015>
- Nieboer, E., Richardson, D. H. S., & Tomassini, F. D. (1978). Mineral Uptake and Release by Lichens: An Overview. *The Bryologist*, 81(2), 226–246. <https://doi.org/10.2307/3242185>
- Nikonov, A. A., & Shebalina, T. (1979). Lichenometry and earthquake age determination in central Asia. *Nature*, 280(5724).
- Noller, J. S., & Locke, W. W. (2000). Lichenometry. *Quaternary Geochronology: Methods and Applications*, 41–60. <https://doi.org/10.1029/RF004p0261>

- Osborn, G., McCarthy, D. P., LaBrie, A., & Burke, R. (2015). Lichenometric dating: Science or pseudo-science? *Quaternary Research (United States)*, 83(1), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2014.09.006>
- Palmqvist, K., & Sundberg, B. (2000). Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: Relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. *Plant, Cell and Environment*, 23(1), 1–14. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00529.x>
- Pentecost, A. (1980). Aspects of Competition in Saxicolous Lichen Communities. *Lichenologist*, 12(1), 135–144. <https://doi.org/10.1017/S0024282980000060>
- Proctor, M. C. F. (1977). The growth curve of the crustose lichen *Buelia Canescens* (Dicks.) de not. *New Phytologist*, 79, 659–663.
- Raczkowska, Z. (2006). Recent geomorphic hazards in the tatra mountains. *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica*, 40, 45–60.
- Rapp, A., & Nyberg, R. (1981). Alpine debris flow in northern Scandinavia. Morphology and dating by lichenometry. *Geografiska Annaler*, 63(3/4), 183–196.
- Rodbell, D. T. (1992). Lichenometric and radiocarbon dating of Holocene glaciation, Cordillera Blanca, Perii. *The Holocene*, 2(1), 19–29.
- Roof, S., & Werner, A. (2011). Indirect Growth Curves Remain the Best Choice for Lichenometry: Evidence from Directly Measured Growth Rates from Svalbard. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43(4), 621–631. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-43.4.621>
- Rosenwinkel, S., Korup, O., Landgraf, A., & Dzhumabaeva, A. (2015). Limits to lichenometry. *Quaternary Science Reviews*, 129, 229–238. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.10.031>
- Sancho, L. G., Allan Green, T. G., & Pintado, A. (2007). Slowest to fastest: Extreme range in lichen growth rates supports their use as an indicator of climate change in Antarctica. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(8), 667–673. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.05.005>
- Smirnova, T., & Nikonov, A. A. (1990). A Revised Lichenometric Method and Its Application Dating Great past Earthquakes. *Arctic and Alpine Research*, 22(4), 375–388. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/1551462>
- van der Wal, R., Brooker, R., Cooper, E., & Langvatn, R. (2001). Differential effects of reindeer on high Arctic lichens. *Journal of Vegetation Science*, 12(5), 705–710. <https://doi.org/10.2307/3236911>
- Walker, M. (1986). *Quaternary dating methods. Chemical Geology: Isotope Geoscience section* (Vol. 58). [https://doi.org/10.1016/0168-9622\(86\)90024-2](https://doi.org/10.1016/0168-9622(86)90024-2)
- Webber, P. J., & Andrews, J. T. (1973). Lichenometry: a commentary. *Arctic and Alpine Research*, 5(4), 295–302. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/1550121>

Winchester, V., & Harrison, S. (2000). Dendrochronology and lichenometry: Colonization, growth rates and dating of geomorphological events on the east side of the North Patagonian Icefield, Chile. *Geomorphology*, 34, 181–194. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(00\)00006-4](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(00)00006-4)

Winchester, V., & Chaujar, R. K. (2002). Lichenometric dating of slope movements, Nant Ffrancon, North Wales. *Geomorphology*, 47(1), 61–74. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(02\)00141-1](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(02)00141-1)

* hvězdičkou označené citace jsou citacemi sekundárními